

Daniel Barboza Capella

**ANÁLISE FILOGENÉTICA DE PIPRIDAE (AVES:
PASSERIFORMES) INCORPORANDO CARACTERES
SONOROS**

Trabalho de conclusão de curso
apresentado ao Curso de Ciências
Biológicas da Universidade Federal de
Santa Catarina, como parte das
exigências para a obtenção do título de
Bacharel em Ciências Biológicas
Orientador: Prof. Msc. Alexandre
Paulo Teixeira Moreira

Florianópolis
2017

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a minha família, que me apoiou e me sustentou durante toda a minha vida enquanto estudante.

Aos meus amigos que fiz durante o curso. A turma de 2012, que esteve comigo durante toda esta jornada. O pessoal do grupo de estudos em evolução, que trouxeram muitas discussões bem humoradas e que influenciaram muito este trabalho. A banda Somitos. E em especial aos meus amigos Tomás, Cadu, Eike, Ana, Gabi, Kaká, Victor, Gui e André que sempre estiveram presentes nestes anos de graduação.

Aos meus amigos de fora da biologia. Especialmente ao pessoal do “rolê”, André, Matheus, Carlos (Caxumba) e Caio, amigos de longa data. E a galera do ciências sem fronteiras, Henrique, Thiago, Gabriel Maia e Gabriel Muniz, pelo ano inesquecível e principalmente os três meses da nossa república.

Ao meu orientador, Alexandre, que me mostrou a bioacústica e me trouxe muitos ensinamentos para executar este trabalho.

Aos demais professores do curso. Em especial a Risoleta, minha primeira orientadora de iniciação científica, e ao Kay, orientador do grupo de estudos em evolução.

A toda a equipe do LABAC, tanto os que permaneceram como aqueles que tiveram uma breve passagem. Principalmente a Débora, a Cecília e a Izélia, que me ajudaram muito nas análises deste trabalho.

“E agora, para algo completamente diferente...”
John Cleese

RESUMO

Estudos filogenéticos foram muito afetados pelo advento da genômica. Como apenas genes ortólogos podem ser utilizados para inferir relações filogenéticas, e muitos caracteres evolutivamente significantes não estão codificados no genoma, críticas ao uso exclusivo de sequências gênicas para estudos filogenéticos estiveram em alta nos últimos anos. A bioacústica entra em cena como uma fonte importante de caracteres de transmissão intraespecífica não codificados no genoma, e altamente susceptíveis a forças evolutivas como seleção sexual e deriva. Uma matriz foi construída com 19 espécies de Pipridae, incluindo representantes de todos os gêneros da família, exceto *Manacus*, e 17 caracteres de chamado (9 caracteres binários e 8 caracteres multi-estado não ordenados), do chamado de marcar de tais espécies. Arquivos de áudio foram obtidos do Arquivo Bioacústico Catarinense, Wikiaves, Xeno-chamado e Macaulay Library, e consistiram de gravações de diferentes localidades para incluir variações geográficas intra-específicas. Caracteres foram polarizados por análise de grupo taxonômico externo com espécies de Tyrannidae e Cotingidae. Filogenias foram feitas com o programa TNT utilizando a matriz sonora junto a outras contendo caracteres morfológicos e comportamentais. Uma árvore consenso foi gerada com as duas árvores igualmente mais parcimoniosas. Os resultados colocaram o grupo *Machaeropterus* dentro da tribo *Manacini*. Houve alteração na posição de *Heterocercus* e *Dixiphia*, uma politomia no gênero *Corapipo* e um rearranjo no gênero *Chiroxiphia* dividindo-o em dois subgêneros, *Chiroxiphia* (*Chiroxiphia*) e *Chiroxiphia* (*Lanceolata*).

ABSTRACT

Phylogenetic studies have been largely affected by the advent of genomics. Since only orthologous genes can be used to infer phylogenetic relationships, and many evolutionary significant characters are not encoded in the genome, critics on the use of genome sequences alone for phylogenetic studies have been on the rise over the past years. Bioacoustics enters the scene as an important source of intraspecific transmittable characters not encoded in the genome, and highly susceptible to evolutionary forces such as sexual selection and drift. A matrix was constructed with 19 species of Pipridae, including representatives of all genera of the family, except for *Manacus*, and 17 song characters (9 binary characters and 8 unordered multi-state characters), of the advertisement call of such species. Audio files were collected from Arquivo Bioacústico Catarinense, Wikiaves, Xeno-chamado and Macaulay Library, and consisted of recordings from different localities to account for intraspecific geographic variations. Characters were polarized by out-group comparison method with species of Tyrannidae and Contigidae. Phylogenies were made with TNT using the song matrix coupled with others based on morphological and behavioral characters. A strict consensus tree was generated with the two most parsimonious trees. The results put the *Machaeropterus* group inside of the *Manacini* tribe. There was a change in the position of *Heterocercus* and *Dixiphia*, a politomy in the *Corapipo* genus and a rearrangement in the *Chiroxiphia* genus dividing it into two subgenera, *Chiroxiphia* (*Chiroxiphia*) and *Chiroxiphia* (*Lanceolata*).

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	9
2. OBJETIVOS.....	12
2.1. OBJETIVO GERAL.....	12
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	12
3. MATERIAIS E MÉTODOS.....	12
4. RESULTADOS.....	14
4.1. DESCRIÇÃO SONOGRÁFICA DAS ESPÉCIES.....	16
4.2. ANÁLISE FILOGENÉTICA.....	25
4.2.1. MAPEAMENTO DOS CARACTERES SONOROS.....	28
5. DISCUSSÃO.....	31
6. CONCLUSÃO.....	34
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	35
8. ANEXOS.....	42
8.1. ANEXO A. REFERÊNCIAS DAS GRAVAÇÕES OBTIDAS DE ARQUIVOS EXTERNOS.....	42
8.2. ANEXO B. DESCRIÇÃO DOS CARACTERES SONOROS.....	44
8.3. ANEXO C. MATRIZ DE CARACTERES.....	50

1. INTRODUÇÃO

A sistemática filogenética, criada por Willi Hennig em 1956, busca classificar os seres vivos de acordo com relações de parentesco (HENNIG, 1965). Tais relações são obtidas comparando diferentes espécies de acordo com suas novidades evolutivas (apomorfias) e características ancestrais (plesiomorfias), para assim traçar uma hipótese evolutiva utilizando o princípio da parcimônia (HENNIG, 1965).

Em 1974 Ernst Mayr, um ferrenho crítico das idéias de Hennig, cunhou o termo cladística para se referir a sistemática filogenética, termo este que é utilizado atualmente. A cladística atual porém difere da proposta inicial de Hennig principalmente pela adição do método de análise de grupo taxonômico externo (WATROUS; WHEELER, 1981) para determinar logicamente estados apomórficos e plesiomórficos, eliminando assim interpretações *a priori* (SCHMITT, 2003).

As maiores críticas as análises cladísticas se dão na ambiguidade dos caracteres utilizados, dependendo muito da subjetividade do autor (SERENO, 2009). A cladística foi então fortemente impactada pelos avanços da genômica, com o surgimento da filogenia molecular (BROWN, 1996).

A filogenia molecular foi proposta com base na descoberta do relógio molecular, em que ZUCKERKANDL e PAULING (1965), perceberam que as taxas de mutação dos genes é constante entre diversos taxons em relação ao tempo, e não ao número de gerações. Desde então inumeros estudos foram feitos buscando as relações evolutivas de diversas espécies com base em semelhanças no genoma (PAGEL, 1999).

Com o tempo porém diversas críticas surgiram quanto a suficiência de sequências de DNA na construção de hipóteses filogenéticas. Dados moleculares não estão livres da ambiguidade presente em outros tipos de caracteres usados em filogenias clássicas (SERENO, 2009). Genomas inteiros dificilmente podem ser usados nas

análises, devido a grandes diferenças quantitativas entre as espécies, e apenas gênes ortólogos, que compoem uma minoria do DNA, podem ser comparados (FREUDENSTEIN et al., 2003). Transferências horizontais de gênes podem levar a falsas relações de parentesco (SYVANEN, 1987), sendo que essas podem ser muito mais comuns na evolução de eucariotos do que se acreditava até recentemente (KEELING; PALMER, 2008; ZHAXYBAYEVA; DOOLITTLE, 2011). Além disso mudanças nas sequências gênicas no geral não estão diretamente relacionadas a evolução fenotípica (KIMURA, 1979), que pode ocorrer através de processos de evo-devo (teoria evolutiva do desenvolvimento), plásticidade fenotípica e herança inclusiva (LALAND et al., 2015).

É evidente portando que uma maior diversidade de caracteres deve ser empregada para gerar filogenias com maior confiabilidade, com a adição de características herdáveis não genômicas como simbioses, transmissões culturais e elementos de matriz celular (FREUDENSTEIN et al., 2003).

A bioacústica entra em cena como uma importante fonte de caracteres de transmissão intraespecífica, sujeita a fatores evolutivos como seleção e deriva (ROACH; PHILLMORE, 2017). A comunicação acústica pode inclusive moldar a evolução, pois o surgimento de novos dialetos dentre populações pode levar a isolamento reprodutivo (no momento em que certos dialetos passem a não ser mais reconhecidos por alguns indivíduos da espécie), o que pode acarretar em um processo de especiação (SLABBEKOORN; SMITH, 2002).

Estudos bioacústicos em aves já foram aplicados de diversos modos na sistemática (ALSTROM, 2001), sendo utilizados para separar espécies ou reavaliar situações taxonômicas de espécies e subespécies (FARQUHAR, 1998; ISLER; ISLER; WHITNEY, 1998; LEGER; MOUNTJOY, 2003; LOUGHEED; HANDFORD; BAKER, 1993; RAPOSO; PARRINI; NAPOLI, 1998; ZIMMER; WHITTAKER, 2000; ZIMMER; WHITTAKER; OREN, 2001). Trabalhos similares também foram executados em anuros (VENCES et al., 2010) e insetos (VEDENINA; MUGUE, 2011).

Apesar da evidente utilidade da bioacústica nos estudos de sistemática, não foram encontrados estudos que incorporem esses dados diretamente em matrizes de caracteres para análises filogenéticas.

A família Pipridae é composta por aves Passeriformes do grupo dos Tyrannides, junto com as famílias Tyrannidae, Cotingidae, Rhynchocyclidae e Tityridae (TELLO et al., 2009). São aves pequenas, medindo de 6 a 15 centímetros, e geralmente possuem acentuado dimorfismo sexual, com fêmeas verdes e machos bastante coloridos, que costumam realizar elaboradas “danças” de acasalamento, muitas vezes efetuadas por dois ou mais machos em conjunto (SICK, 1997). Os piprídeos são endêmicos do continente americano, estando distribuídos desde a América Central até o norte da Argentina.

Estudos prévios propuseram filogenias da família com base em caracteres morfológicos (PRUM, 1990a, 1992), comportamentais (PRUM, 1990b, 1994, 1997), e mais recentemente com dados moleculares (AGNE, 2012; MCKAY et al., 2010; OHLSON; FJELDSÅ; ERICSON, 2013; TELLO et al., 2009). Estes estudos estabeleceram a monofilia da família, assim como a proximidade desta com outros Tyrannides.

Não há um consenso quanto as relações internas entre as espécies e gêneros da família Pipridae. As análises cladísticas clássicas separam a família em quatro tribos, são elas Ilicurini, Piprini, Manacini e Machaeropterini (PRUM, 1997). Já as filogenias moleculares agrupam os piprídeos nas subfamílias Ilicurinae e Piprinae, colocando ainda os gêneros *Tyranneutes* e *Neopelma* dentro de Pipridae, em uma terceira subfamília chamada Neopelminae (OHLSON; FJELDSÅ; ERICSON, 2013; TELLO et al., 2009).

Não há estudos sonográficos detalhados para os Pipridae. A análise dos caracteres bioacústicos, e a inclusão destes em matrizes de dados, junto aos caracteres morfológicos e comportamentais utilizados por PRUM (1992, 1997), deve resultar em uma hipótese filogenética mais robusta, por incorporar uma diversidade maior de caracteres de transmissão intra-específica (FREUDENSTEIN et al., 2003).

2. OBJETIVOS

2.1. OBJETIVO GERAL

- Propor uma nova classificação filogenética para a família Pipridae, com a incorporação de caracteres sonográficos nas análises.

2.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Descrever sonograficamente os chamados de marcar de espécies da família Pipridae.
- Verificar as relações internas da família Pipridae com base nas sonografias dos chamados.
- Ampliar a base de caracteres filogenéticos para a família Pipridae.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

Foram analisadas vocalizações do tipo marcar de 19 espécies da família Pipridae. As vocalizações de marcar são caracterizadas por sinalizar a disposição do macho para o display de acasalamento, e também para demarcar território (SICK, 1997). As espécies escolhidas foram as que haviam informações na literatura sobre a estrutura do chamado de “marcar” (CASTRO-ASTOR; ALVES; CAVALCANTI, 2004; COELHO; SILVA, 1998; DUVAL, 2007; GILLIARD, 1959; JONES; DUVAL; BOYLE, 2014; LUKIANCHUK; DOUCET, 2014; MAYNARD et al., 2015; PRUM; JOHNSON, 1987; PRUM, 1986; PRUM; KAPLAN; PIERSON, 1996; ROBBINS, 1983; ROSSELLI; VASQUEZ; AYUB, 2002; SILVA et al., 2000; SNOW; SNOW, 1985; SNOW, 1961a, 1961b), ou que a informação era conhecida devido a observações pessoais. Desse modo, nas espécies selecionadas foram representados todos os gêneros de Pipridae com exceção de *Manacus*, pois não foram encontradas as informações necessárias referentes a este gênero. As amostras foram obtidas a partir dos bancos de vozes Arquivo Bioacústico Catarinense e Macaulay Library, gerenciados pelo Laboratório de Bioacústicas da Universidade Federal de Santa Catarina

e pelo Laboratório de Ornitologia da *Cornell University*, e também dos acervos abertos online Wikiaves e Xeno-chamado. Referências das gravações estão em anexo. As amostras foram selecionadas de acordo com a nitidez do espectrograma gerado, e visando o maior número de localidades distintas ao longo da área de distribuição de cada espécie para incluir possíveis dialetos regionais nas análises. Das amostras obtidas foram separadas as vocalizações do tipo marcar em arquivos individuais no formato .wav, dos quais foram selecionados aleatoriamente 30 de cada espécie para análise, exceto nos casos em que não foi possível obter este número de amostras.

A partir das análises de espectrogramas foi confeccionada uma matriz com 17 caracteres, 9 binários e 8 multi-estados não ordenados. Os caracteres são número de notas (NNOT), frequências mínima (MIN), máxima (MAX) e dominante (DOM), banda (BAN), duração do chamado (DUR), ritmo (RT), escala (ESC), número de vocalizadores (NVOC), harmônico dominante (HRM) e presença de notas dos tipos nota trinada, rouca, simples, e assobios curto ascendente, curto descendente, curto modulado e longo. Uma descrição mais detalhada dos caracteres pode ser encontrada na literatura (ISLER; ISLER; WHITNEY, 1998; KWET, 2006) e no item 3.1. do presente trabalho. O agrupamento dos caracteres contínuos foi feito com base em observações feitas pelo autor, tentando formar grupos bem definidos para cada caráter individualmente. Os caracteres foram polarizados por análise de grupo taxonômico externo (WATROUS; WHEELER, 1981) com espécies de Tyrannidae e Cotingidae. A matriz final usada para a análise filogenética foi construída com a adição de caracteres de morfologia da siringe obtidos por PRUM (1992) e de padrões de coloração de penas obtidos por PRUM (1997). As análises sonográficas foram realizadas com os programas *Audacity* ver. 2.1.2., *Avisoft SASLablite* ver. 5.2.08. e *Raven Pro* ver. 1.5., a matriz foi montada com o programa *Mesquite* ver 2.75. As descrições dos caracteres analisados com seus possíveis estados já polarizados, e a matriz de caracteres podem ser encontrados em anexo. Um resumo dos caracteres e seus estados se encontra no texto (tabela 1).

Tabela 1. Caracteres sonoros de Pipridae com estados plesiomórficos (0) e apomórficos (demais estados).

	Estado 0	Estado 1	Estado 2	Estado 3
1 – Número de notas (NNOT)	3 ou mais	menos de 3	-	-
2 – Frequência mínima (MIN)	menos de 2000Hz	mais de 2000Hz	alta variação	-
3 – Frequência máxima (MAX)	menos de 6800Hz	mais de 6800Hz	alta variação	-
4 – Banda de frequência (BAND)	menos de 3800Hz	mais de 3800Hz	alta variação	-
5 – Frequência dominante (DOM)	menos de 4400Hz	mais de 4400Hz	alta variação	-
6 – Duração (DUR)	mais de 1,1s	menos de 1,1s	alta variação	-
7 – Ritmo (RT)	menos de 6 n/s	alta variação	mais de 6 n/s	-
8 – Escala (ESC)	ascendente/descendente	ascendente	descendente	ausente
9 – Número de vocalizadores (NVOC)	1 indivíduo	Mais que 1 indivíduo	-	-
10 – Harmônico enfatizado (HRM)	H1	H2	H4/H5	-
11 – Nota trinada (NT)	ausente	presente	-	-
12 – Nota gutural (NG)	ausente	presente	-	-
13 – Nota simples (NS)	ausente	presente	-	-
14 – Assobio curto ascendente (ACA)	presente	ausente	-	-
15 – Assobio curto descendente (ACD)	presente	ausente	-	-
16 – Assobio curto ascendente/descendente (AAD)	ausente	presente	-	-
17 – Assobio longo (AL)	ausente	presente	-	-

As árvores filogenéticas foram construídas com o programa TNT (*Tree Analysis using New Technology*) ver. 1.1. utilizando o método *Tree Bisection Reconnection* (TBR). A partir das árvores mais parcimoniosas foi gerada uma árvore consenso estrito. A árvore resultante foi editada com o programa *FigTree* ver. 1.4.3.

4. RESULTADOS

Das 48 espécies de Pipridae existentes, não considerando a inclusão da subfamília Neopelminae, foram analisadas 19 espécies. De acordo com a classificação de PRUM (1997), dessas espécies 5 são pertencentes a tribo Ilicurini (55% do grupo), 6 da tribo Piprini (32%), 6 da tribo Manacini (44%) e uma da tribo Machaeropterini (25%). Já na classificação da CBRO que segue a filogenia molecular, foram 11 espécies de Ilicurinae (79% do grupo), e 8 de Piprinae (24%). As espécies em que não foram obtidas 30 amostras são *Heterocercus flavivertex* (9 amostras) e *Masius chrysopterus* (18 amostras). Descrições mais detalhadas das sonografias das espécies estão no tópico 4.1. Uma tabela com o resumo das análises sonográficas se encontra no texto (tabela 2).

Tabela 2. Sonografia das espécies de Pipridae analisadas. NNOT (número de notas), MIN (frequência mínima), MAX (frequência máxima), BAND (banda de frequência), DOM (frequência dominante), DUR (duração), RT (ritmo), ESC (escala), NVOC (número de vocalizadores), HRM (harmônico mais enfatizado).

	NNOT	MIN	MAX	BAND	DOM	DUR	RT		
<i>Antilophia bokermanni</i>	7	1000-2000	3700-4300	1900-3300	2470-3620	0,82-0,95	7,4-8,5		
<i>Antilophia galeata</i>	5-8	1000-1900	4100-4500	2500-3400	2400-3850	0,76-1,01	6,4-9,2		
<i>Ceratopipra rubrocapilla</i>	1-2	2000-3900	6000-7600	2800-5400	3250-6750	0,1-0,9	2,2-5		
<i>Chiroxiphia caudata</i>	1-2	600-1300	3100-3600	1900-2800	1850-2800	0,12-0,27	5-13		
<i>Chiroxiphia lanceolata</i>	2	500-800	2000-2900	1400-2400	1200-2300	0,45-0,9	2-4,5		
<i>Chiroxiphia linearis</i>	2	700-900	2300-2500	1400-1700	1450-1850	0,6-0,8	2,4-3,2		
<i>Chiroxiphia pareola</i>	2	600-1300	2800-3700	1600-2700	1550-2600	0,25-0,6	3,2-7,5		
<i>Corapipo altera</i>	7-17	1000-2300	6200-9200	4500-8200	5450-8000	0,2-0,8	13-37		
<i>Corapipo gutturalis</i>	3-12	2100-4800	7200-9100	3800-6900	5850-8350	0,69-1,1	3,9-12		
<i>Corapipo leucorrhoea</i>	12-23	500-4100	7600-9000	4300-7900	6350-7900	0,32-1	20-40		
<i>Dixiphia pipra</i>	1	3600-4600	6300-8400	2000-4700	5400-6300	0,5-1,2	-		
<i>Heterocercus flavivertex</i>	3-4	1600-3200	6800-7800	3600-6000	5250-6450	2-3,6	0,9-1,9		
<i>Ilicura militaris</i>	3-17	4600-5800	6800-8600	1500-3400	5950-7300	0,5-2,9	2,8-5,9		
<i>Lepidothrix serena</i>	1	1000-1500	2500-3100	1200-1800	1850-2350	0,2-0,5	-		
<i>Machaeropterus regulus</i>	1	2200-3500	3600-4800	1000-1700	3190-4080	0,1-0,2	-		
<i>Masius chrysopterus</i>	3-4	300-500	12000-14000	11500-13700	1120-12500	0,35-0,6	6,7-8,6		
<i>Pipra aureola</i>	1	1800-2400	4900-6000	2700-3800	2800-4400	0,35-0,6	-		
<i>Pipra fascicauda</i>	1	1800-2400	4900-5800	2700-3800	2700-4100	0,25-0,48	-		
<i>Xenopipo atronitens</i>	3-10	500-1100	2400-6800	1600-6100	1250-2700	0,35-1,2	5-10,7		
					Assobio curto descende	Assobio curto modulado	Assobio longo		
ESC	NVOC	HRM	Nota trinada	Nota "gutural"	Nota simples	Assobio curto ascendente			
ascendente	1	H1	ausente	ausente	ausente	presente	ausente	ausente	ausente
ascendente	1	H1	ausente	ausente	ausente	presente	ausente	ausente	ausente
descendente	1	H1	ausente	presente	ausente	ausente	presente	ausente	ausente
descendente	2 ou mais	H1	presente	ausente	ausente	ausente	ausente	presente	ausente
ascendente/descendente	2	H1	presente	ausente	ausente	presente	ausente	ausente	ausente
ascendente/descendente	2	H1	presente	ausente	ausente	presente	ausente	ausente	ausente
descendente	2 ou mais	H1	presente	ausente	presente	ausente	ausente	ausente	ausente
ascendente/descendente	1	H1	ausente	ausente	presente	ausente	presente	ausente	ausente
ausente	1	H1	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	presente	ausente
ascendente/descendente	1	H1	ausente	ausente	presente	ausente	presente	ausente	ausente
descendente	1	H1	presente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
ascendente/descendente	1	H1	ausente	ausente	presente	presente	ausente	presente	presente
descendente	1	H1	ausente	ausente	ausente	ausente	presente	ausente	ausente
ausente	1	H1	presente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
ausente	1	H4/H5	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
descendente	1	H1	ausente	presente	presente	ausente	ausente	ausente	ausente
descendente	2	H2	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	presente
descendente	2	H2	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	presente
descendente	1	H1	ausente	ausente	ausente	ausente	presente	presente	ausente

4.1. DESCRIÇÃO SONOGRÁFICA DAS ESPÉCIES

Antilophia bokermanni

O chamado de *A. bokermanni* é caracterizado por sete notas bem definidas, todas do tipo assobio ascendente, com escala do chamado também ascendente (figura 1). As três notas introdutórias também estão presentes em outros tipos de chamados, enquanto as quatro notas finais só são encontradas no chamado de marcar, dividindo assim o chamado em duas sílabas distintas. O chamado tem duração entre 0,8 e 1,0 segundo com um ritmo entre 7,0 e 8,5 notas por segundo. A frequência mínima varia entre 1000 e 2000 Hz e a máxima entre 3700 e 4300 Hz. A faixa de banda está entre 1900 e 3300 Hz com uma frequência dominante entre 2400 e 3700 Hz. O harmônico fundamental é o mais enfatizado. O chamado é sempre efetuado por um macho solitário.

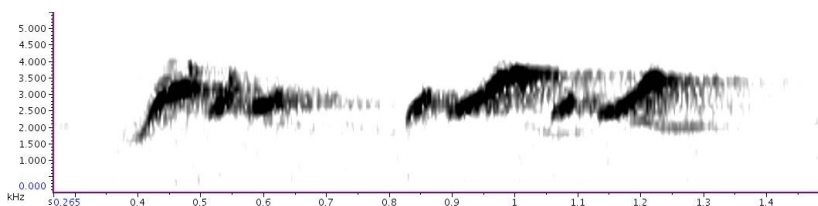


Figura 1. Espectrograma do chamado de marcar de *Antilophia bokermanni*.

Antilophia galeata

A estrutura do chamado de *A. galeata* é muito semelhante a de *A. bokermanni*, com as notas do tipo assobio ascendente dispostas em um chamado de escala ascendente (figura 2). *A. galeata* porém possui certa variação no número de notas, com a sílaba inicial podendo conter uma ou duas notas a menos e a sílaba final podendo conter uma nota a mais no início, de modo que o número total de notas varia de 5 a 8. A duração do chamado varia de 0,75 a 1 segundo em um ritmo de 6,5 a 9 notas por segundo. A frequência mínima está entre 1000 e 1900 Hz e a máxima entre 4100 a 4500 Hz, a frequência dominante tem uma variação entre 2350 a 3850 Hz. O harmônico mais enfatizado é o fundamental, e o chamado é feito sempre por um macho sozinho.

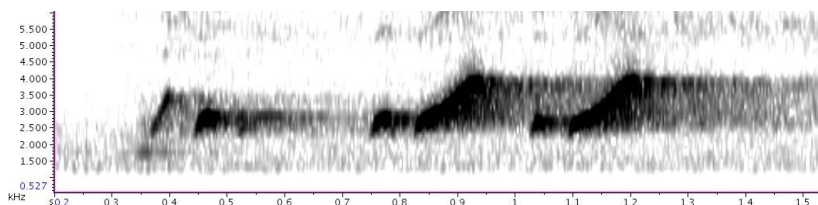


Figura 2. Espectrograma do chamado de marcar de *Antilophia galeata*.

Ceratopipra rubrocapilla

O chamado de marcar desta espécie é composto por um assobio curto descendente seguido de uma nota ‘rouca’ com escala descendente (figura 3). A segunda nota pode estar ausente em alguns chamados. O chamado tem uma duração que varia desde 0,1 até acima de 0,9 segundos, o ritmo, quando as duas notas estavam presentes, variou de 2 a 5 notas por segundo. A frequência mínima está entre 2000 e 3900 Hz, a máxima entre 6000 e 7600 Hz e a dominante entre 3250 e 6750 Hz. A banda se encontra entre 2800 e 5400 Hz. O harmônico dominante é o H1 e o número de machos que vocaliza é sempre um.

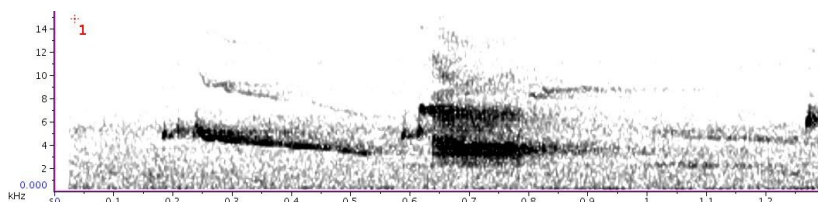


Figura 3. Espectrograma do chamado de marcar de *Ceratopipra rubrocapilla*.

Chiroxiphia caudata

O chamado de *C. caudata* é composto por uma nota trinada inicial seguida de um assobio ascendente/descendente, a escala do chamado é descendente (figura 4). A segunda nota pode estar ausente ou fusionada a primeira. A duração deste chamado é de 0,12 a 0,27 segundos, com um ritmo de 5 a 13 notas por segundo. A frequência mínima varia de 600 a 1300 Hz, a máxima varia de 3100 a 3600 Hz, a banda está entre 1900 a 2800 Hz e a frequência dominante está na faixa

de 1850 a 2800 Hz. O harmônico enfatizado é o H1, e o chamado de marcar é feito por dois ou mais machos em conjunto.

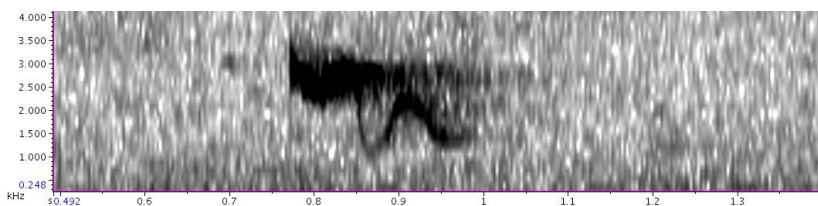


Figura 4. Espectrograma do chamado de marcar de *Chiroxiphia caudata*.

Chiroxiphia lanceolata

A vocalização de marcar de *C. lanceolata* é composta por duas notas, a primeira é um assobio ascendente e a segunda é uma nota trinada. A escala do chamado é ascendente/descendente (figura 5). O chamado tem uma duração de 0,45 a 0,9 segundos, com um ritmo entre 2 e 4,5 notas por segundo. A frequência mínima se encontra entre 500 e 800 Hz, a máxima entre 2000 e 2900 Hz, a banda está entre 1400 e 2400 Hz e a frequência dominante varia de 1200 a 2300 Hz. O harmônico fundamental é o mais enfatizado. O chamado de ‘marcar’ desta espécie é efetuado por dois machos em dueto.

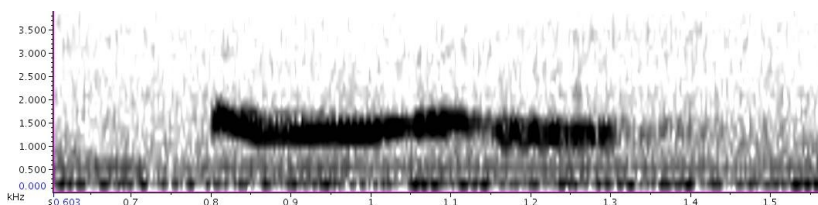


Figura 5. Espectrograma do chamado de marcar de *Chiroxiphia lanceolata*.

Chiroxiphia linearis

O chamado de *C. linearis* é muito semelhante ao de *C. lanceolata*. É um chamado de escala ascendente/descendente que inicia com um assobio ascendente e termina com uma nota trinada (figura 6). Tem duração de 0,6 a 0,8 segundos e ritmo de 2,4 a 3,2 notas por segundo. Possui uma frequência mínima entre 700 e 900 Hz, frequência máxima entre 2300 e 2500 Hz, banda entre 1400 e 1700 Hz e frequência

dominante entre 1450 a 1850 Hz. O harmônico dominante é o H1. O chamado é efetuado por dois machos em dueto.

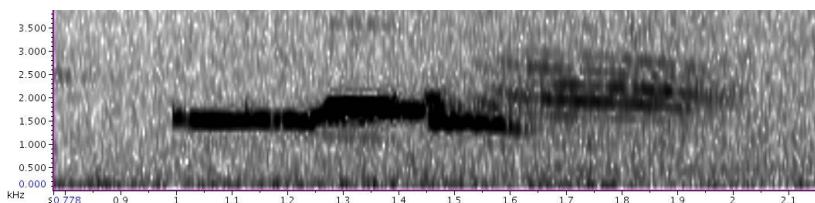


Figura 6. Espectrograma do chamado de marcar de *Chiroxiphia linearis*.

Chiroxiphia pareola

C. pareola possui um chamado formado por uma nota simples seguida de uma nota trinada, com escala descendente (figura 7). O chamado tem duração de 0,25 a 0,6 segundos e ritmo entre 3,2 a 7,5 notas por segundo. A frequência mínima varia de 600 a 1300 Hz, a máxima varia entre 2800 e 3700 Hz, a banda se encontra entre 1600 a 2700 Hz e a frequência dominante está entre 1550 a 2600 Hz. O harmônico fundamental é o mais enfatizado e o chamado é feito por dois ou mais machos em conjunto.

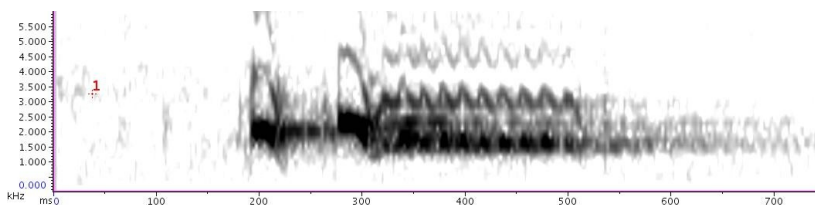


Figura 7. Espectrograma do chamado de marcar de *Chiroxiphia pareola*.

Corapipo altera

O chamado de *C. altera* possui escala ascendente/descendente e é formado por uma sequência de várias notas simples terminando com um assobio curto descendente (figura 8). O número de notas nas análises variou de 7 a 17. O chamado tem uma duração de 0,2 a 0,8 segundos, com ritmo entre 13 e 37 notas por segundo. A frequência mínima foi de 1000 a 2300 Hz, a máxima variou entre 6200 a 9200 Hz, a banda entre

4500 a 8200 Hz e a frequência dominante 5450 a 8000 Hz. O harmônico dominante é H1 e o chamado é efetuado por um único indivíduo.

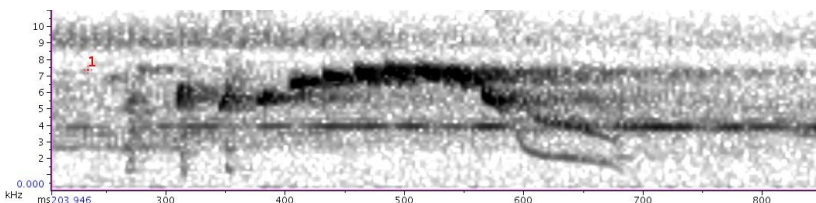


Figura 8. Espectrograma do chamado de marcar de *Corapipo altera*.

Corapipo gutturalis

O chamado de marcar desta espécie é composto por uma série de assobios modulados, entre 3 e 12, sem haver formação de escala na frase (figura 9). A duração do chamado varia entre 0,69 e 1,1 segundos, com ritmo entre 3,9 e 12,2 notas por segundo. A frequência mínima se encontra entre 2100 a 4800 Hz, a máxima entre 7200 a 9100 Hz, a banda entre 3800 a 6900 Hz e a dominante entre 5850 a 8350 Hz. O harmônico dominante é o fundamental. O chamado é produzido por um indivíduo solitário.

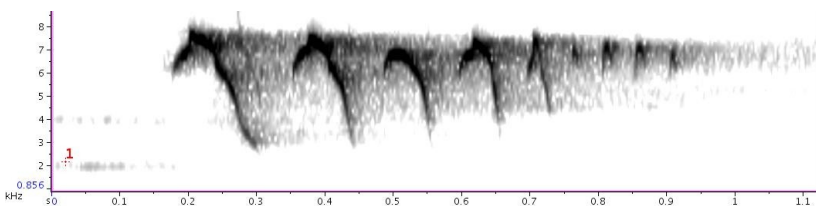


Figura 9. Espectrograma do chamado de marcar de *Corapipo gutturalis*.

Corapipo leucorrhoea

Possui um chamado semelhante à *C. altera*, com uma sequência de notas simples formando uma escala ascendente/descendente, finalizadas por um assobio descendente (figura 10). O número de notas é de 12 a 23. A duração do chamado é de 0,32 a 1 segundo e o ritmo é de 20 a 40 notas por segundo. A frequência mínima do chamado é de 500 a 4100, a máxima de 7600 a 9000, a banda varia entre 4300 a 7900

e a frequência dominante entre 6350 a 7900. O harmônico mais enfatizado é H1. O chamado é efetuado por machos solitários.

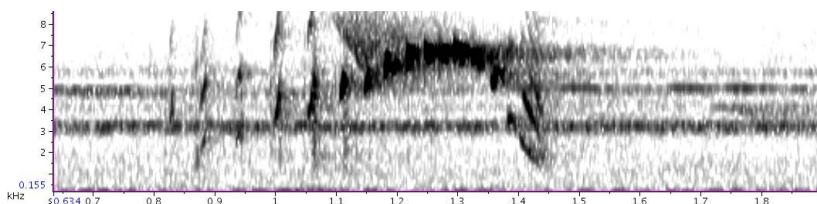


Figura 10. Espectrograma do chamado de marcar de *Corapipo leucorrhoea*.

Dixiphia pipra

O chamado de *D. pipra* é composto por uma única nota trinada com modulação descendente (figura 11), com duração de 0,5 a 1,2 segundos. A frequência mínima varia de 3600 a 4600 Hz, a máxima varia entre 6300 a 8400 Hz, a banda varia de 2000 a 4700 Hz e a frequência dominante varia entre 5400 a 6300 Hz. O harmônico mais enfatizado é H1 e o chamado é feito por um único macho.

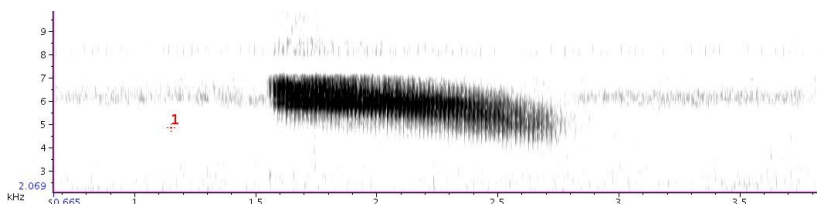


Figura 11. Espectrograma do chamado de marcar de *Dixiphia pipra*.

Heterocercus flavivertex

O chamado de *H. flavivertex* se inicia com um assobio longo seguido por um assobio curto ascendente e um assobio curto modulado ou outro assobio longo, podendo haver mais um pequeno assobio curto modulado após a primeira nota. A escala da frase é ascendente/descendente (figura 12). A duração do chamado é de 2 a 3,6 segundos, com um ritmo de 0,9 a 1,9 notas por segundo. A frequência mínima varia entre 1600 a 3200 Hz, a máxima entre 6800 a 7800 Hz, a banda entre 3600 a 6000 Hz e a dominante entre 5250 a 6450 Hz. O

harmônico fundamental é o mais enfatizado e o chamado é sempre efetuado por um macho solitário.

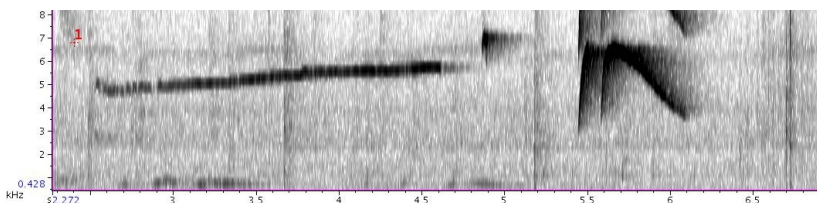


Figura 12. Espectrograma do chamado de marcar de *Heterocercus flavivertex*.

Ilicura militaris

I. militaris possui um chamado de escala descendente, formado por uma série 3 a 17 assobios curtos descendentes (figura 13). A duração é de 0,5 a 2,9 segundos, o ritmo é de 2,8 a 5,9 notas por segundo. A frequência mínima varia de 4600 a 5800 Hz, a máxima se encontra entre 6800 a 8600 Hz, a banda é de 1500 a 3400 Hz e a frequência dominante varia de 5950 a 7300 Hz. O harmônico mais enfatizado é H1, o chamado é efetuado por apenas um indivíduo.

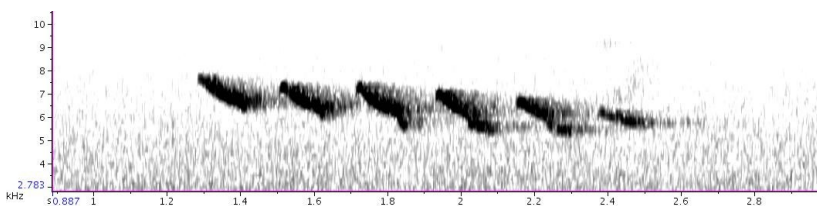


Figura 13. Espectrograma do chamado de marcar de *Ilicura militaris*.

Lepidothrix serena

O chamado de *L. serena* é composto por uma única nota trinada, sem modulação (figura 14). A duração é de 0,2 a 0,5 segundos. A frequência mínima é de 1000 a 1500 Hz, a máxima de 2500 a 3100 Hz, a banda varia de 1200 a 1800 Hz e a frequência dominante de 1850 a 2350 Hz. O harmônico dominante é H1. A vocalização é feita por um indivíduo.

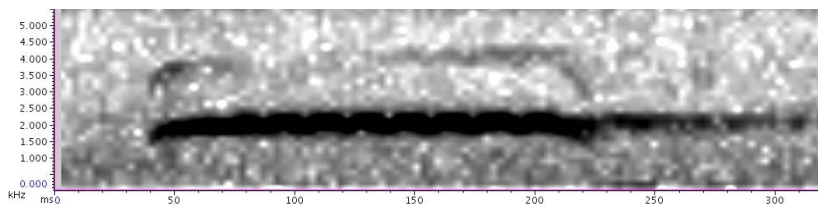


Figura 14. Espectrograma do chamado de marcar de *Lepdothrix serena*.

Machaeropterus regulus

A vocalização de marcar de *M. regulus* é um único assobio curto sem modulação (figura 15), com duração de 0,1 a 0,2 segundos. A frequência mínima varia entre 2200 a 3500 Hz, a máxima entre 3600 a 4800 Hz, a banda se encontra entre 1000 e 1700 Hz e a frequência dominante está entre 3190 e 4080 Hz. O harmônico mais enfatizado varia entre H4 e H5. O chamado é efetuado por um indivíduo solitário.

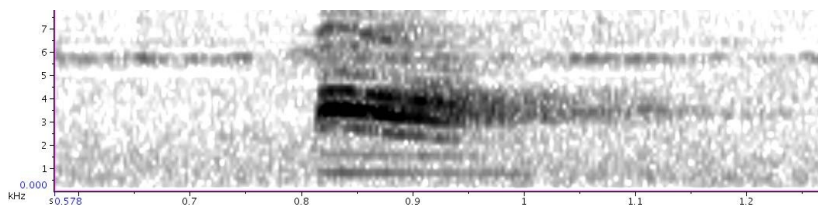


Figura 15. Espectrograma do chamado de marcar de *Machaeropterus regulus*.

Masius chrysopterus

O chamado de *M. chrysopterus* é marcado por uma nota rouca inicial de frequência muito acima das demais notas, seguida por duas notas simples com sequência harmônica bem nítida, e finaliza com uma nota rouca, que pode estar ausente. A escala do chamado é descendente (figura 16). Possui duração entre 0,35 e 0,6 segundos e ritmo entre 6,7 e 8,6 notas por segundo. A frequência mínima é de 300 a 500 Hz, a máxima de 12000 a 14000 Hz, a banda de 11500 a 13700 Hz e a dominante pode estar nas nota mais graves ou mais altas, variando de 1120 a 12500 Hz. O harmônico mais enfatizado é H1. O chamado é efetuado por machos solitários.

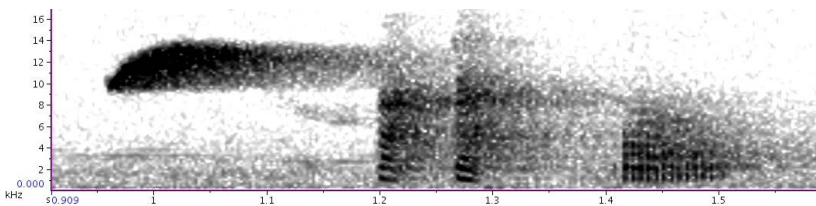


Figura 16. Espectrograma do chamado de marcar de *Masius chrysopterus*.

Pipra aureola

O chamado de *P. aureola* é composto por um único assobio longo, com modulação descendente (figura 17). A duração do chamado é de 0,35 a 0,6 segundos. A frequência mínima varia entre 1800 a 2400 Hz, a máxima entre 4900 a 6000 Hz, a banda varia de 2700 a 3800 Hz e a frequência dominante varia entre 2800 a 4400 Hz. O harmônico mais enfatizado é H2. O chamado pode ser efetuado por dois machos em dueto.

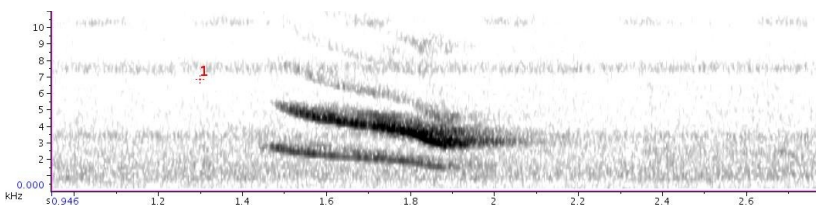


Figura 17. Espectrograma do chamado de marcar de *Pipra aureola*.

Pipra fasciata

O chamado de *P. fasciata* é semelhante ao de *P. aureola*, composto por um assobio longo de modulação descendente (figura 18). O chamado tem duração entre 0,25 e 0,48 segundos. A frequência mínima é de 1800 a 2400 Hz, a máxima é de 4900 a 5800 Hz, a banda é de 2700 a 3800 Hz e a frequência dominante é de 2700 a 4100 Hz. O harmônico dominante é H2 e o chamado pode ser efetuado em dueto.

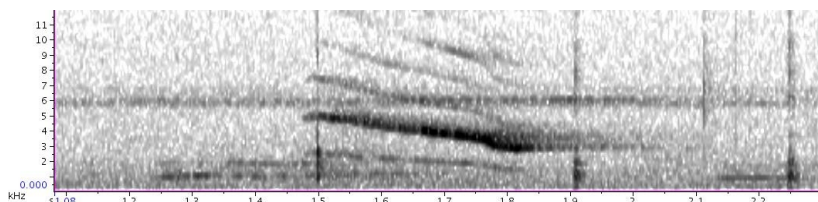


Figura 18. Espectrograma do chamado de marcar de *Pipra fascicauda*.

Xenopipo atronitens

O chamado de *X. atronitens* é composto por uma sequência de assobios modulados, podendo o primeiro ser de uma frequência muito acima dos demais, e assobios descendentes, contendo de 3 a 10 notas e com escala da frase descendente (figura 19). A duração do chamado é de 0,35 a 1,2 segundos e o ritmo é de 5 a 10,75 notas por segundo. A frequência mínima varia entre 500 e 1100 Hz, a máxima entre 2400 a 6800 Hz, a banda é de 1600 a 6100 Hz e a frequência dominante é de 1250 a 2700 Hz. O harmônico dominante é H1 e o chamado é efetuado por indivíduos solitários.

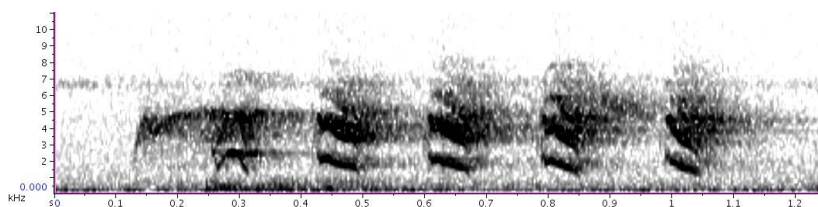


Figura 19. Espectrograma do chamado de marcar de *Xenopipo atronitens*.

4.2. ANÁLISE FILOGENÉTICA

Foram obtidas duas árvores mais parcimoniosas, com 174 passos evolutivos (figuras 20 e 21). A topologia das duas árvores divergiu apenas no ramo do gênero *Corapipo*, formando a única politomia da árvore consenso (figura 22). A filogenia resultante separou a família em três grandes grupos, um mais externo contendo os gêneros *Ilicura*, *Masius* e *Corapipo*, e outros dois mais intimamente relacionados entre si, um contendo os gêneros *Xenopipo*, *Heterocercus*, *Dixiphia*, *Ceratopipra* e *Pipra*, e o outro com *Machaeropterus*,

Lepidithrix, *Antilophia* e *Chiroxiphia*. Os índices de *bootstrap* foram acima de 50 em todos os ramos, com exceção dos ramos: 1 – *Lepidithrix* e *Machaeropterus* (20), 2 – *Heterocercus*, *Dixiphia*, *Ceratopipra* e *Pipra* (21), 3 – *Dixiphia*, *Ceratopipra* e *Pipra* (25) e 4 – *Chiroxiphia linearis* e *C. lanceolata* (32).

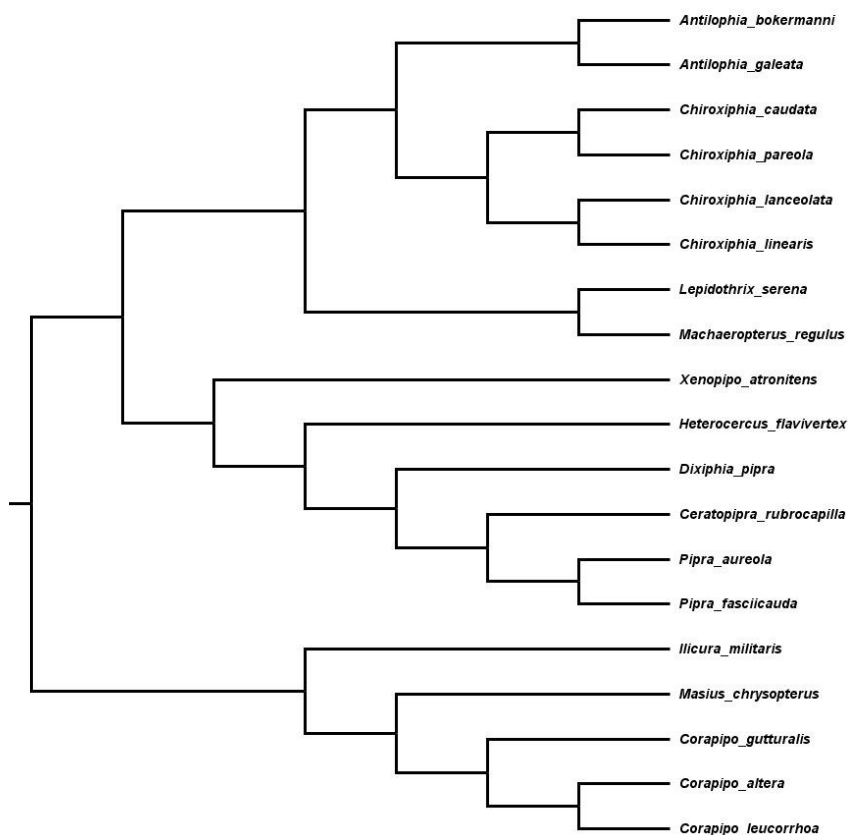


Figura 20. Uma das árvores mais parcimoniosas para a família Pipridae, baseada em 17 caracteres sonoros, 59 caracteres de morfologia da siringe e 44 de plumagem.

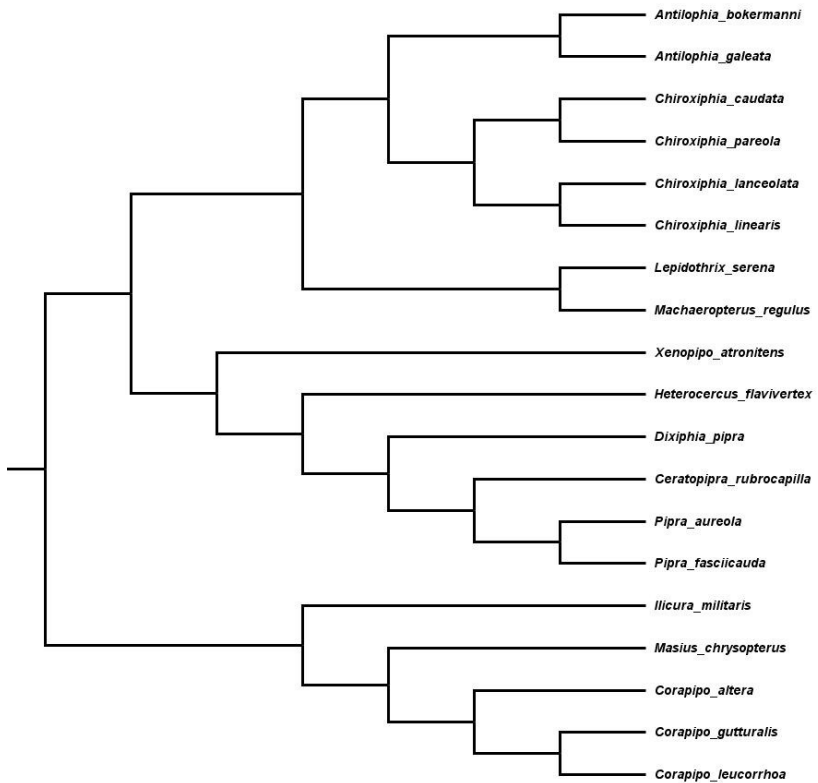


Figura 21. Uma das árvores mais parcimoniosas para a família Pipridae, baseada em 17 caracteres sonoros, 59 caracteres de morfologia da seringe e 44 de plumagem. Difere da outra hipótese filogenética apenas na organização do ramo *Corapipo*.

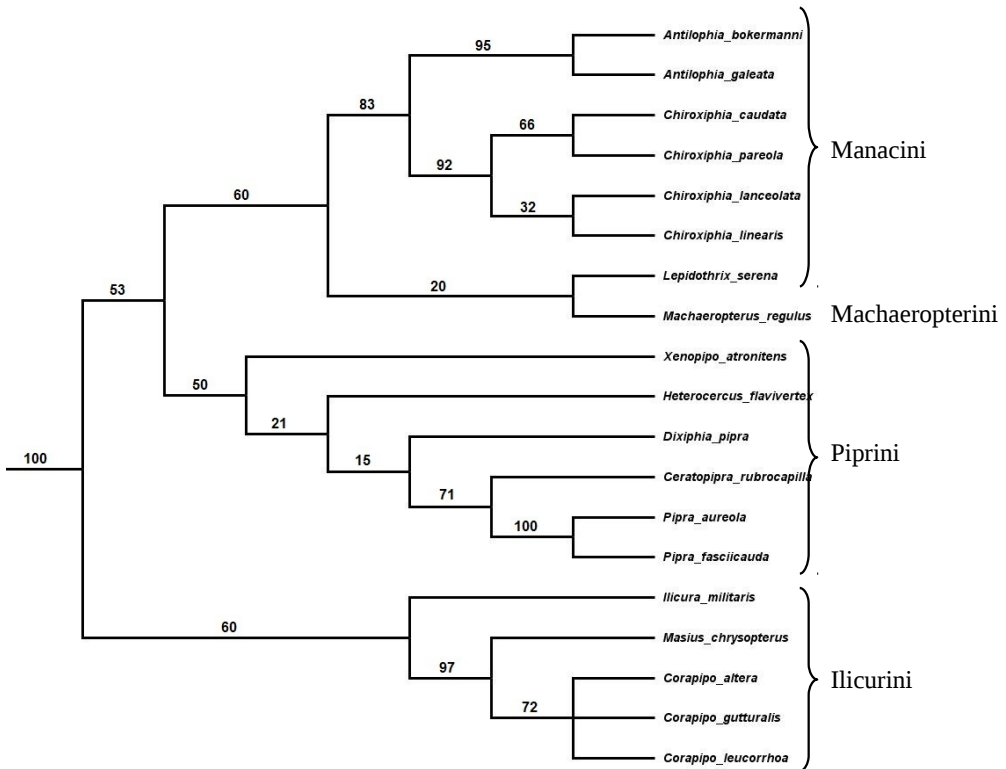


Figura 22. Árvore consenso para a família Pipridae, baseada em 17 caracteres sonoros, 59 caracteres de morfologia da seringe e 44 de plumagem. Os índices de *bootstrap* estão indicados nos ramos. As tribos definidas por PRUM (1997) estão indicadas ao lado.

4.2.1. MAPEAMENTO DOS CARACTERES SONOROS

Os caracteres sonoros foram mapeados na árvore consenso (figura 23). O número de notas do chamado mudou para o estado 1 no ramo do gênero *Chiroxiphia*, no grupo que possui *Dixiphia* em sua base e no ramo de *Machaeropterus* com *Lepidothrix*. A frequência mínima mudou do estado 0 para 1 independentemente nos taxons *Ilicura militaris* e *Dixiphia pipra*, e para o estado 2 nos taxons *Corapipo leucorrhoea*, *C. gutturalis*, *Heterocercus flavivertex*, *Ceratopipra*

rubrocapilla e *Machaeropterus regulus*. A frequência máxima passou para o estado 1 anteriormente a separação de *I. militaris* do restante de seu grupo, e independentemente em *H. flavivertex*, e evoluiu para o estado 2 em *C. altera*, *D. pipra* e *C. rubrocapilla*. A banda teve seu estado 1 como sinapomorfia do grupo *Masius* mais *Corapipo*, e seu estado 2 como sinapomorfia do grupo que contém *Xenopipo* em sua base, com uma reversão para o estado 0 no ramo de *Pipra*. A frequência dominante passou para o estado 1 no grupo que contém *Ilicura* em sua base, e independentemente no ramos de *H. flavivertex* e *D. pipra*. O estado 2 deste caráter apareceu somente em *C. rubrocapilla*.

A duração do chamado evoluiu para o estado 1 na raiz da família, revertendo para o estado 0 em *H. flavivertex* e mudando para o estado 2 em *I. militaris* e *D. pipra*. O ritmo mudou para o estado 1 em *X. atronitens*, *C. gutturalis* e no ramo de *C. pareola* com *C. caudata*, e para o estado 2 em *Antilophia* e no ramo de *Masius* com *Corapipo*. A escala do chamado mudou para o caráter 2 na base da família e reverteu para o caráter 0 em *C. leucorrhoea*, *C. altera*, *H. flavivertex*, e no ramo de *C. linearis* com *C. lanceolata*. O estado 1 da escala foi sinapomorfia de *Antilophia* e o estado 3 apareceu em *C. gutturalis* e no ramo de *M. regulus* com *L. serena*. O número de vocalizadores passou para o estado 1 nos ramos de *Chiroxiphia* e *Pipra*. O estado 1 do caráter harmônico enfatizado foi sinapomorfia de *Pipra* e o estado 2 foi autapomórfico em *M. regulus*.

A nota trinada apareceu nos ramos de *Chiroxiphia*, *Lepidothrix* e *Dixiphia*. A nota rouca evoluiu independentemente em *Masius* e *Ceratopipra*. A nota “simples”, surge nos taxons *C. pareola*, *D. pipra* e no ramo de *Masius* com *Corapipo*, revertendo para o estado ausente em *C. gutturalis*. O assobio curto ascendente, presente no estado plesiomórfico, deixa de ser usado nos chamados em quatro ramos: 1 – *Masius* e *Corapipo*, 2 – *Dixiphia*, *Ceratopipra* e *Pipra*, 3 – *Machaeropterus* e *Lepdothrix*, e 4 – *C. pareola* e *C. caudata*. O assobio curto descendente, também presente no estado plesiomórfico, deixa de aparecer no ramo de *Masius* com *Corapipo*, e também no grande taxon que contém *Xenopipo* e *Chiroxiphia*, voltando a estar presente no ramo de *Ceratopipra* com *Pipra*. O assobio curto modulado surge independentemente em *C. caudata*, *X. atronitens*, *H. flavivertex* e *C.*

gutturalis. O assobio longo aparece em *H. flavivertex* e no ramo de *Pipra*.

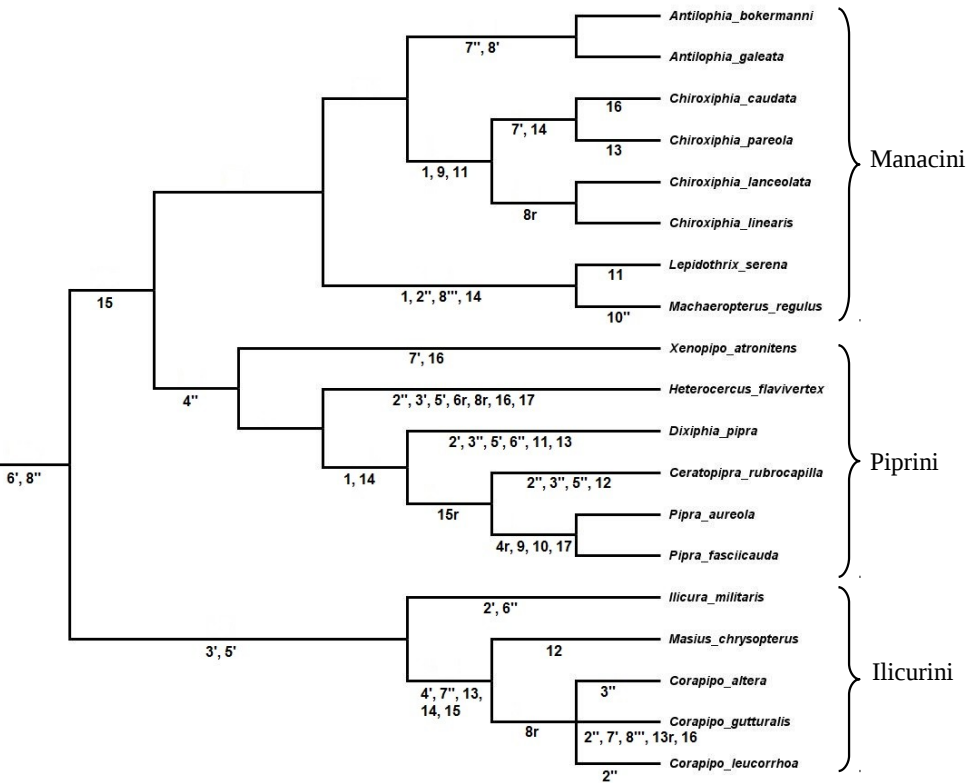


Figura 23. Árvore consenso para a família Pipridae como novo arranjo das tribos, baseada em 17 caracteres sonoros, 59 caracteres de morfologia da seringe e 44 de plumagem, com as mudanças de estados dos caracteres sonoros mapeadas nos ramos. Os diferentes estados dos caracteres multi-estado não ordenados estão indicados com traços após o número do caráter. Regressões para o estado plesiomórfico estão indicadas com a letra 'r'.

5. DISCUSSÃO

A filogenia resultante mostrou topologia semelhante a hipótese não molecular anterior (PRUM, 1997). As tribos Ilicurini e Piprini se mantiveram com os mesmos gêneros. Manacini passou a ser polifilético, com Machaeropterini se posicionando dentro do grupo ao lado do gênero *Lepidothrix*. Tanto *Machaeropterus* como *Lepidothrix* possuem chamados curtos formados por apenas uma nota, diferindo no tipo de nota e no harmônico dominante. Machaeropterini e *Lepidothrix* foram classificados como *sedi mutabilis* por PRUM (1992), e serão mantidos assim pelo baixo suporte que obtiveram e pela falta de sinapomorfias exclusivas do grupo. O novo grupo formado pela junção dos grupos anteriores mantém o nome Manacini, pois *Manacus* é o gênero de nomenclatura mais antiga do grupo.

Em Ilicurini a filogenia resultante teve uma politomia no gênero *Corapipo*. O único outro estudo encontrado que utilizou mais do que duas espécies do gênero colocou *C. altera* e *C. leucorrhoea* mais intimamente relacionados, com *C. gutturalis* como grupo irmão dos dois (PRUM, 1997). A grande diferença do chamado de *C. gutturalis* em relação à seus congêneros é mais um indicativo da hipótese mencionada, porém a análise filogenética feita não levou a esta conclusão. Estudos moleculares colocam *Masius chrysopterus* mais próximo de *C. altera* do que *C. gutturalis*, questionando a separação dos dois gêneros (OHLSON; FJELDSÅ; ERICSON, 2013), neste estudo porém não foram encontrados argumentos para sustentar esta hipótese. A posição de *Ilicura militaris* na base de Ilicurini mantem-se bem estabelecida tanto nas filogenias clássicas como as moleculares.

O chamado de marcar de todas as espécies de Ilicurini é composto por múltiplas notas, muitas vezes próximo de vinte notas em uma única frase. Esta característica é pouco comum nas outras tribos de Pipridae, porém mais comum nas espécies dos grupos externos.

Na tribo Piprini os gêneros *Heterocercus* e *Dixiphia* inverteram de posição em relação a topologia prévia à adição dos caracteres sonoros

(PRUM, 1992). Além disso, estes dois gêneros apresentaram as maiores quantidades de convergências e reversões, e os menores índices de suporte da árvore. Desse modo é sugerida a classificação destes gêneros como *sedi mutabilis*.

Xenopipo se manteve em Piprini, porém com a falta de informação bioacústica para a maioria das espécies do gênero, não foi possível testar a monofilia do mesmo, que é muito discutida especialmente pela filogenia molecular (OHLSON; FJELDSÅ; ERICSON, 2013; TELLO et al., 2009). *Ceratopipra* e *Pipra* se mantiveram como grupos irmãos com forte suporte. O ramo de *Pipra* recebeu índice máximo e foi suportado pela sinapomorfia do harmônico H2 enfatizado, que não há convergência em nenhum outro grupo da família.

A tribo *Manacini* foi dividida em dois grupos, um deles é o novo grupo formado por *Machaeropterus* e *Lepidothrix*, e o outro é formado por *Antilophia* e *Chiroxiphia*. O gênero *Manacus*, que dá nome a tribo, não esteve incluso na análise. Tanto o grupo de *Antilophia* com *Chiroxiphia*, como os grupos internos dos gêneros obtiveram alto índice de suporte. *Antilophia* é o único gênero da família que apresenta escala do chamado ascendente, uma sinapomorfia exclusiva das duas espécies que compoem o gênero.

A monofilia de *Antilophia* com *Chiroxiphia* é muito bem suportada tanto em análises clássicas (PRUM, 1997), como nas moleculares (AGNE, 2012; OHLSON; FJELDSÅ; ERICSON, 2013). Além disso a ocorrência de híbridos de *A. galeta* com *C. caudata* em áreas de simpatria das duas espécies é mais uma forte evidência para a relação próxima dos gêneros (GUARALDO et al., 2008). Apesar disso, há uma enorme diferença estrutural no chamado de marcar entre os dois gêneros. Os chamados das duas espécies de *Antilophia* são extremamente semelhantes entre si, compostos por diversas notas e bastante melódico. *C. caudata* e *C. pareola* no entanto possuem chamados simples, curtos, compostos por uma ou duas notas e pouco melódicos. Os chamados de *C. lanceolata* e *C. linearis* são mais melódicos mas também curtos e compostos por duas notas.

Embora as vocalizações de marcar de *Antilophia* e *Chiroxiphia* sejam muito diferentes, pode ser observada semelhanças estruturais nas vocalizações de marcar de *Chiroxiphia* com outros chamados de *Antilophia*. É possível que as vocalizações de marcar das espécies de *Chiroxiphia* derivem de chamados de outros contextos sociais nas populações ancestrais, os quais ainda são utilizados em *Antilophia*, de forma similar ao que foi relatado com aves do gênero *Malurus* na Austrália (GREIG; WEBSTER, 2014).

Alguns estudos anteriores propuseram a sinonimização de *Antilophia* e *Chiroxiphia*. TELLO et al. (2009) obteve em suas análises que *C. caudata* está mais próximo de *Antilophia* do que de *C. boliviana*, algo que não foi relatado em nenhum outro trabalho. AGNE (2012) também sugeriu a sinonimização, porém argumentando que *C. boliviana* está mais próxima de *Antilophia* do que do restante de *Chiroxiphia*. *C. boliviana* não esteve nas análises do presente trabalho, impossibilitando a comparação com o trabalho de AGNE (2012), e os resultados aqui obtidos não corroboraram com a hipótese de TELLO et al. (2009).

O gênero *Chiroxiphia* apresentou um novo arranjo, com um grupo formado por *C. caudata* e *C. pareola* e o outro composto por *C. lanceolata* e *C. linearis*. Esta nova conformação difere dos resultados de estudos prévios, tanto os de filogenia clássica como as moleculares. A relação próxima de *C. lanceolata* e *C. linearis* é sempre observada, PRUM (1997) colocou *C. pareola* como grupo irmão destas duas espécies e *C. caudata* na posição mais basal do gênero, mesmo resultado obtido por AGNE (2012).

A distinção de *C. lanceolata* e *C. linearis* em um grupo a parte dentro de *Chiroxiphia* não é novidade, MILLER (1908) sugeriu a formação de quatro subgêneros para *Chiroxiphia*, baseando-se em morfologia externa e distribuição geográfica. O arranjo apresentado no presente trabalho é suportado também por diferenças comportamentais, *C. lanceolata* e *C. linearis* fazem o display de acasalamento sempre em pares (DUVAL, 2007; LUKIANCHUK; DOUCET, 2014), enquanto as outras duas espécies fazem tais displays em grupos de três ou mais indivíduos (GILLIARD, 1959; SICK, 1997). Os dois grupos descritos

aqui estão geograficamente separados pela cordilheira dos Andes, sugerindo que a separação das populações ancestrais em novas espécies tenha ocorrido por alopatria, com a cordilheira servindo de barreira geográfica impedindo o fluxo gênico.

A partir de tais argumentos, sugiro a formação de dois subgêneros para *Chiroxiphia*. O primeiro, formado por *C. caudata* e *C. pareola* recebe o nome tautonímio *Chiroxiphia (Chiroxiphia)*, por conter a população descrita originalmente para o gênero. O segundo, formado por *C. lanceolata* e *C. linearis* recebe o nome *Chiroxiphia (Lanceolata)*, pois *C. lanceolata* é a espécie descrita a mais tempo entre as duas. A posição de *C. boliviana* no grupo ainda precisa ser melhor analisada.

6. CONCLUSÃO

A filogenia da família Pipridae ainda tem muito a ser discutida. A adição dos caracteres bioacústicos referente ao chamado de marcar levou a novas proposições para o gênero *Chiroxiphia*, assim como para a posição de *Machaeropterus*, *Heterocercus* e *Dixiphia* dentro da família.

A composição das diferentes tribos de Pipridae difere muito entre as filogenias clássicas e as moleculares. Uma análise juntando ambos os métodos deve levar a hipóteses de maior confiabilidade. A implementação de maior número de caracteres bioacústicos, envolvendo mais espécies e outros tipos de vocalizações além da de marcar, também deve ajudar a resolver a filogenia da família.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGNE, C. E. **Filogenia molecular de Chiroxiphia e Antilophia (Aves: Pipridae)**. [s.l.] Pontifícia Universidade do Rio Grande do Sul, 2012.
- ALSTROM, P. Use of sounds in bird systematics. **Introductory research n°2**, n. 2, p. 17, 2001.
- BROWN, J. R. Preparing for the flood : evolutionary biology in the age of genomics. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 11, n. 12, p. 510–513, 1996.
- CASTRO-ASTOR, I. N.; ALVES, M. A. S.; CAVALCANTI, R. B. Display behavior and spatial distribution of the Red-headed Manakin in the Atlantic Forest of Brazil. **The Condor**, v. 106, n. 2, p. 320–335, 2004.
- COELHO, G.; SILVA, W. A new species of Antilophia (Passeriformes: Pipridae_ from Chapada do Araripe, Ceará, Brazil. **Ararajuba**, v. 6, n. 2, p. 81–84, 1998.
- DUVAL, E. H. Cooperative display and lekking behavior of the Lance-tailed Manakin (*Chiroxiphia lanceolata*). **The Auk**, v. 124, n. 4, p. 1168–1185, 2007.
- FARQUHAR, C. C. Buteo polyosoma and B. poecilochrous, the “Red-backed Buzzards” of South America, are conspecific. **The Condor**, v. 100, n. January 1997, p. 27–43. 5 figures. 2 tables, 1998.
- FREUDENSTEIN, J. V et al. From basepairs to birdsongs : phylogenetic data in the age of genomics. **Cladistics**, v. 19, p. 333–347, 2003.

GILLIARD, E. T. Notes on the courtship behavior of the Blue-backed Manakin (*Chiroxiphia pareola*). **American Museum Novitates**, v. 1942, p. 1–19, 1959.

GREIG, E. I.; WEBSTER, M. S. How do novel signals originate? The evolution of fairy-wren songs from predator to display contexts. **Animal Behaviour**, v. 88, p. 57–65, 2014.

GUARALDO, A. DE C. et al. Novas observações sobre o “rei-dos-tangará” no município de Corumbataí, São Paulo, Brasil. **Cotinga**, v. 30, p. 59–60, 2008.

HENNIG, W. I. Phylogenetic systematics. **Annual Review of Entomology**, v. 10, p. 97–116, 1965.

ISLER, M. L.; ISLER, P. R.; WHITNEY, B. M. Use of vocalizations to establish species limits in antbirds (Passeriformes: *Thamnophilidae*). **The Auk**, v. 115, n. 3, 1998.

JONES, M. A.; DUVAL, E. H.; BOYLE, W. A. Individual and temporal variability in the courtship behavior of White-ruffed Manakins (*Corapipo altera*), a species with facultative cooperative displays. **The Auk**, v. 131, n. 4, p. 727–742, 2014.

KEELING, P. J.; PALMER, J. D. Horizontal gene transfer in eukaryotic evolution. **Nature Reviews: Genetics**, v. 9, p. 605–618, 2008.

KIMURA, M. The neutral theory of molecular evolution. **Scientific American**, v. 241, n. 5, p. 98–126, 1979.

KWET, A. Bioacoustics in the genus *Adenomera* (Anura: *Leptodactylidae*) from Santa Catarina, southern Brazil. **Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica**, p. 77–80, 2006.

LALAND, K. N. et al. The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 282, n. 1813, p. 20151019, 2015.

LEGER, D. W.; MOUNTJOY, D. J. Geographic variation in song of the bright-rumped Attila (Tyrannidae: *Attila spadiceus*): Implications for species status. **The Auk**, v. 120, n. 1, p. 69, 2003.

LOUGHEED, S. C.; HANDFORD, P.; BAKER, A. J. Mitochondrial DNA hyperdiversity and vocal dialects in a subspecies transition of the Rufous-collared Sparrow. **The Condor**, v. 95, p. 889–895, 1993.

LUKIANCHUK, K. C.; DOUCET, S. M. Cooperative courtship display in Long-tailed Manakins *Chiroxiphia linearis*: Predictors of courtship success revealed through full characterization of display. **Journal of Ornithology**, v. 155, p. 729–743, 2014.

MARIÑO, H. F. **A comunicação sonora do Anu Branco: avaliações eco-etológicas e evolutivas**. Campinas: Editora da UNICAMP, 1989.

MAYNARD, D. F. et al. Telemetric and video assessment of female response to male vocal performance in a lek-mating manakin. **Behavioral Ecology**, v. 26, n. 1, p. 65–74, 2015.

MCKAY, B. D. et al. A molecular phylogenetic hypothesis for the manakins (Aves: Pipridae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 55, n. 2, p. 733–737, 2010.

MILLER, W. D. A review of the manakins of the genus *Chiroxiphia*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 24, n. 19, p. 331–347, 1908.

OHLSON, J. I.; FJELDSÅ, J.; ERICSON, P. G. P. Molecular phylogeny of the manakins (Aves : Passeriformes : Pipridae), with a

new classification and the description of a new genus. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 69, n. 3, p. 796–804, 2013.

PAGEL, M. Inferring the historical patterns of biological evolution. **Nature**, v. 401, n. 6756, p. 877–884, 1999.

PRUM, R. O.; JOHNSON, A. E. Display behavior, foraging ecology, and systematics of the Golden-winged Manakin (*Masius chrysopterus*). **Wilson Bulletin**, v. 99, n. 4, p. 521–539, 1987.

PRUM, R. O. The displays of the White-throated Manakin *Corapipo gutturalis* in Suriname. **IBIS**, v. 128, p. 91–102, 1986.

PRUM, R. O. A test of the monophyly of the Manakins (Pipridae) and of the Cotingas (Cotingidae) based on morphology. **Occasional Papers of the Museum of Zoology of the University of Michigan**, n. 723, p. 1–44, 1990a.

PRUM, R. O. Phylogenetic analysis of the evolution of display behavior in the neotropical manakins (Aves: Pipridae). **Ethology**, v. 84, n. 3, p. 202–231, 1990b.

PRUM, R. O. Syringeal morphology, phylogeny, and evolution of the neotropical manakins (Aves: Pipridae). **American Museum Novitates**, v. 3043, 1992.

PRUM, R. O. Phylogenetic analysis of the evolution of alternative social behavior in the manakins (aves: pipridae). **Evolution**, v. 48, n. 5, p. 1657–1675, 1994.

PRUM, R. O. Phylogenetic tests of alternative intersexual selection mechanisms: trait macroevolution in a polygynous clade (Aves: Pipridae). **The American Naturalist**, v. 149, n. 4, p. 668–692, 1997.

PRUM, R. O.; KAPLAN, J. D.; PIERSON, J. E. Display behavior and natural history of the Yellow-crowned Manakin (*Heterocercus flavivertex*: Pipridae). **The Condor**, v. 98, n. 4, p. 722–735, 1996.

RAPOSO, M. A; PARRINI, R.; NAPOLI, M. Taxonomia , morfometria e bioacústica do grupo específico *Hylophilus poicilotis* / *H. amaurocephalus* (Aves , Vireonidae). **Ararajuba**, v. 6, n. 1981, p. 87–109, 1998.

ROACH, S. P.; PHILLMORE, L. S. Geographic variation in song structure in the Hermit Thrush (*Catharus guttatus*). **The Auk**, v. 134, n. 3, p. 612–626, 2017.

ROBBINS, M. B. The display repertoire of the band-tailed manakin (*Pipra fasciicauda*). **Wilson Bulletin**, v. 95, n. 3, p. 321–504, 1983.

ROSSELLI, L.; VASQUEZ, P.; AYUB, I. The courtship displays and social system of the White-ruffed Manakin in Costa Rica. **Wilson Bull**, v. 114, n. 2, p. 165–178, 2002.

SCHMITT, M. **Willi Hennig and the rise of cladistics**
The New Panorama of Animal Evolution - Proceedings of the 18th International Congress of Zoology, 2003.

SERENO, P. C. Comparative cladistics. **Cladistics**, v. 25, n. 6, p. 624–659, 2009.

SICK, H. **Ornitologia Brasileira**. 4. ed. Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira, 1997.

SILVA, M. L. DA et al. Descrição do comportamento de corte do dançarino-de-coroa-vermelha, *Machaeropterus regulus* (Aves, Pipridae). **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, v. 11/12, p. 171–188, 2000.

SLABBEKOORN, H.; SMITH, T. B. Bird song, ecology and speciation. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 357, n. 1420, p. 493–503, 2002.

SNOW, B. K.; SNOW, D. W. Display and related behavior of male Pin-tailed Manakins. **The Wilson Bulletin**, v. 97, n. 3, p. 273–282, 1985.

SNOW, D. The displays of the manakins *Pipra pipra* and *Tyrannus virescens*. **IBIS**, v. 103, n. A, p. 110–113, 1961a.

SNOW, D. W. The Display of the Orange-headed manakin. **The Condor**, v. 65, n. 1, p. 44–48, 1961b.

SYVANEN, M. Molecular clocks and evolutionary relationships: possible distortions due to horizontal gene flow. **Journal of Molecular Evolution**, v. 26, p. 16–23, 1987.

TELLO, J. G. et al. Phylogeny and phylogenetic classification of the tyrant flycatchers, cotingas, manakins, and their allies (Aves: Tyrannidae). **Cladistics**, v. 25, p. 429–467, 2009.

VEDENINA, V.; MUGUE, N. Speciation in Gomphocerine grasshoppers: molecular phylogeny versus bioacoustics and courtship behavior. **Journal of Orthoptera Research**, v. 20, n. 1, p. 109–125, 2011.

VENCES, M. et al. Molecular phylogeny, morphology and bioacoustics reveal five additional species of arboreal microhylid frogs of the genus *Anodonthyla* from Madagascar. **Contributions to Zoology**, v. 79, n. 1, p. 1–32, 2010.

WATROUS, L. E.; WHEELER, Q. D. The out-group comparison method of character analysis. **Systematic Zoology**, v. 30, n. 1, p. 1–11, 1981.

ZHAXYBAYEVA, O.; DOOLITTLE, W. F. Lateral gene transfer. **Current Biology**, v. 21, n. 7, p. R242–R246, 2011.

ZIMMER, K. J.; WHITTAKER, A. The Rufous Cacholote (Furnariidae: Pseudoseisura) is two species. **The Condor**, n. January, p. 409–422, 2000.

ZIMMER, K. J.; WHITTAKER, A.; OREN, D. C. A cryptic new species of flycatcher (Tyrannidae: *Suiriri*) from the Cerrado region of Central South America. **The Auk**, v. 118, n. 1, p. 56–78, 2001.

ZUCKERKANDL, E.; PAULING, L. Molecules as documents of evolutionary history. **Journal of Theoretical Biology**, v. 8, p. 357–366, 1965.

8. ANEXOS

8.1. ANEXO A. REFERÊNCIAS DAS GRAVAÇÕES OBTIDAS DE ARQUIVOS EXTERNOS.

As seguintes gravações da Wikiaves foram utilizadas: 819166; 42863; 1558118; 2024808; 1452266; 58768; 109649; 1774960; 1449150; 1774969; 1546963; 979721; 223250; 1519222; 1154548; 336199; 1768369; 635331; 444943; 2234296; 2054760; 2022660; 1813777; 127051; 1178643; 939707; 157184; 877972; 1247574; 173449; 745939; 291794; 1981852; 1524668; 36581; 753310; 295998; 1533367; 1453680; 1319256; 2232034; 1774008; 1617296; 1565213; 1511718; 1504224; 1397077; 48658; 1438797; 417144; 62894; 86140; 210385; 1774957; 1981851; 1546961; 687013; 687018; 687012; 275515; 220698; 1712050; 1269153; 984505; 684558; 2008426; 1138375; 1089703; 980111; 2076306; 1980752; 1978537; 1954233; 1923511; 1751798; 1697589; 1605507; 1588881; 1574941; 1534392; 1445022; 1423282; 1317478; 1223251; 1191202; 1187465; 1186732; 829517; 747733; 684844; 683301; 675113; 612610; 605052; 62197; 42537; 1785489; 1517938; 1456725; 393010; 10580; 1533690; 1575051; 1397911; 383880; 997775; 494306; 2390529; 2338107; 19804; 1009595; 1299778; 2263053; 172185; 42934; 1446696; 501098; 353241; 1829442; 959688; 760723; 63408; 1729387; 2059805; 1443058;

As seguintes gravações do Xeno-canto foram utilizadas: 29537; 5011; 4658; 329866; 218663; 218662; 82144; 118707; 121939; 121938; 83332; 83331; 37199; 178106; 173057; 357484; 349680; 342115; 342009; 341078; 332376; 288350; 278959; 251878; 251874; 220530; 220529; 301345; 82341; 82339; 38484; 16043; 282151; 202415; 202414; 297978; 57073; 220952; 129159; 112181; 334577; 334558; 274665; 240732; 147697; 107722; 76544; 332571; 297647; 278645; 259103; 87197; 12890; 9937; 9936; 261002; 77002; 70143; 123445; 67937; 177795; 47893; 130085; 94658; 18679; 16078; 274663; 274661; 45216; 13180; 221644; 221643; 74518; 31341; 113021; 65677; 11088; 303102; 271814; 271812; 77149; 82101; 82100; 82099; 82098; 82097; 287285; 271856; 200179; 188535; 45899; 247223; 216573; 247222; 225303; 214780; 287393; 287268; 80976; 224223; 210072; 124228; 271887; 271885; 271884; 200126; 65271; 64997; 271886; 271882; 271881; 271880; 271879; 271878; 188615; 168719; 83165; 289089; 236348; 61821; 276162; 241585; 246964; 272421; 213883; 202219; 228204; 228203; 228202; 228201; 228200; 42950; 7664; 228226; 133670; 122662; 109478; 4773; 80974; 75025; 74481;

As seguintes gravações da Macaulay Library foram utilizadas: 166068, 166053, 165647, 131190, 25506, 11550, 26591, 64549, 84085, 72406, 84095, 81068.

As seguintes gravações do Arquivo Bioacústico Catarinense foram utilizadas: APTM 100910, APTM 101008.

8.2. ANEXO B. DESCRIÇÃO DOS CARACTERES SONOROS

A seguir são explicados os caracteres presentes na matriz, com os diferentes estados que podem apresentar, já polarizados pela análise de grupo taxonômico externo.

Número de notas (caráter 1)

Caracteriza-se uma nota como uma mancha separada das demais por um intervalo de tempo em um sonograma (figura 1). No estado '0' a frase do chamado contém mais que 2 notas, enquanto no estado '1' estão presentes 2 ou menos notas.

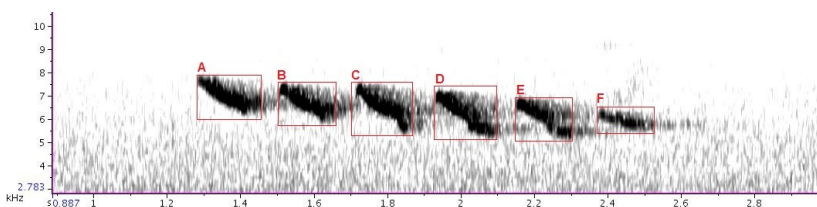


Figura 1. Espectrograma de *Ilicura militaris* com as notas em destaque de A a F.

Frequência mínima (caráter 2)

É a frequência mais baixa atingida pelo chamado observado em um espectrograma (figura 3). Quando a frequência mínima é sempre menor que 2000Hz o caráter se encontra no estado '0'. Acima de 2000Hz o estado de caráter é '1', e quando há muita variação entre as categorias o estado é '2'.

Frequência máxima (caráter 3)

É a frequência mais alta atingida pelo chamado observado em um espectrograma (figura 3). O estado '0' para este caráter ocorre quando a frequência é superior a 6800Hz, no estado '1' a frequência é menor que 6800Hz e o estado '2' contém grande variação entre as categorias.

Frequência dominante (caráter 4)

É a frequência mais enfatizada, observada na análise de espectro de frequência (figura 2). No estado '0' a frequência é inferior a

4400Hz, no estado '1' é superior a 4400Hz e no estado '2' há uma alta taxa de variação neste caráter

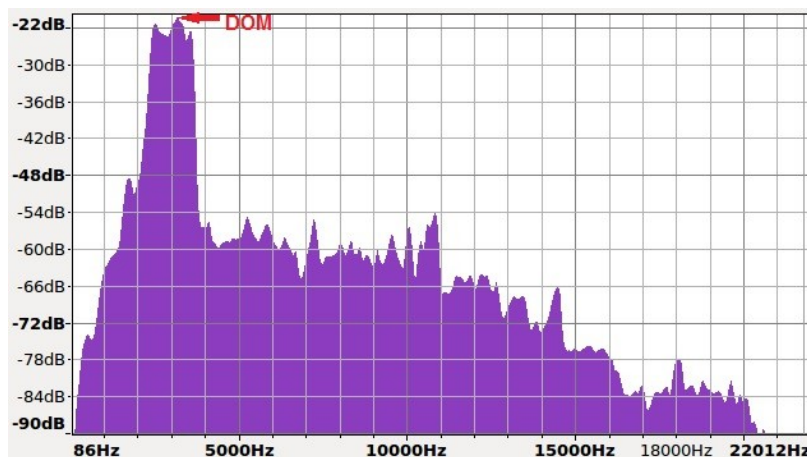


Figura 2. Espectro de frequência de *Antilophia bokermanni*, mostrando volume em dB no eixo y e frequência em Hz no eixo x, com a frequência dominante em destaque (DOM).

Banda (caráter 5)

É o intervalo de frequência medido pela diferença entre a frequência máxima e a frequência mínima ($BAND = MAX - MIN$) (figura 3). Este caráter está no estado '0' quando a frequência está abaixo de 3800Hz, no estado '1' quando acima de 3800 Hz e no estado '2' quando a frequência é variada.

Duração do chamado (caráter 6)

É o intervalo de tempo em segundos, medido entre o começo da primeira nota e o final da última nota (figura 3). No estado '0' a frase dura mais que 1,1s, no estado '1' a duração é menor que 1,1s e no estado '2' há variação entre as categorias anteriores.

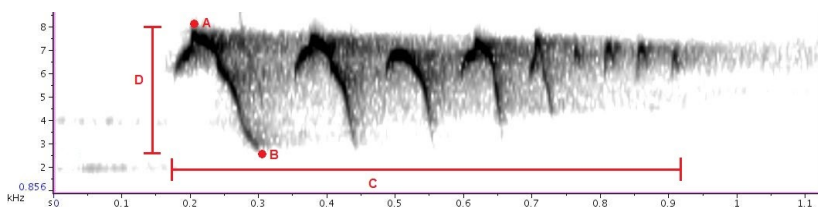


Figura 3. Espectrograma de *Corapipo gutturalis* mostrando os caracteres frequência máxima (A), frequência mínima (B), duração (C) e banda (D).

Rítmo (caráter 7)

É o número de notas emitidas por segundo, obtido pela formula $RT = NNOT / DUR$. O estado '0' desde caráter é de menos que 6 notas por segundo, o estado '1' apresenta grande variação de rítmo e o estado '2' é de mais do que 6 notas por segundo. Chamados compostos por uma nota apenas não podem ser comparados nesta categoria.

Escala (caráter 8)

É a modulação total da frase, obtida ao acompanhar as frequências dominantes nota por nota. Este caráter foi dividido em 5 estados. A escala é ascendente/descendente no estado '0', ascendente no estado '1', descendente no estado '2' e sem modulação no estado '3'.

Número de vocalizadores (caráter 9)

O número de vocalizadores pode ser 1, quando um único macho vocaliza com o intuito de sinalizar para uma fêmea, ou maior que 1, quando dois ou mais machos cantam em sincronia com este mesmo objetivo. No estado '0' apenas um macho vocaliza enquanto no estado '1' há múltiplos machos vocalizando em sincronia.

Harmônico dominante (caráter 10)

O harmônico dominante é aquele que contém a frequência mais enfatizada na série harmônica do chamado (figura 4). No estado '0' o harmônico dominante é o harmônico fundamental (H1), no estado '1' o dominante é o H2 e no estado '2' o harmônico dominante varia entre os harmônicos mais altos que H2.

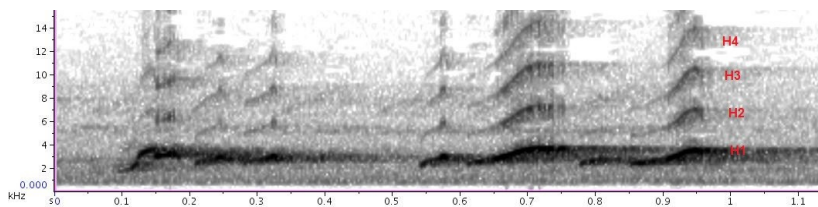


Figura 4. Espectrograma de *Antilophia bokermanni* destacando os diferentes harmônicos (de H1 a H4).

Nota trinada (caráter 11)

A nota do tipo trinada é caracterizada por uma alta modulação que se assemelha a uma série de pulsos (figura 5). A ausência dessa nota caracteriza o estado ‘0’ deste caráter, enquanto a presença da mesma caracteriza o estado ‘1’.

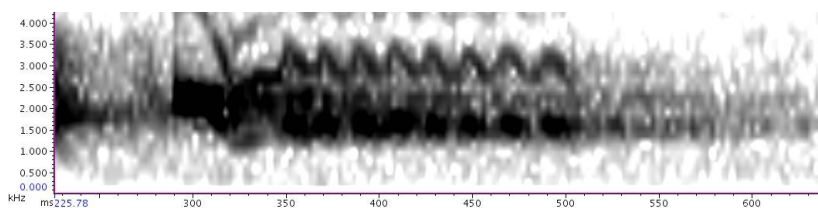


Figura 5. Espectrograma de nota trinada de *Chiroxiphia pareola*.

Nota rouca (caráter 12)

É uma nota que aparece no sonograma como uma mancha que ocupa uma larga banda de frequência, com estrutura melódica difusa (MARIÑO, 1989) (figura 6). O estado ‘0’ deste caráter é ausente e o estado ‘1’ presente.

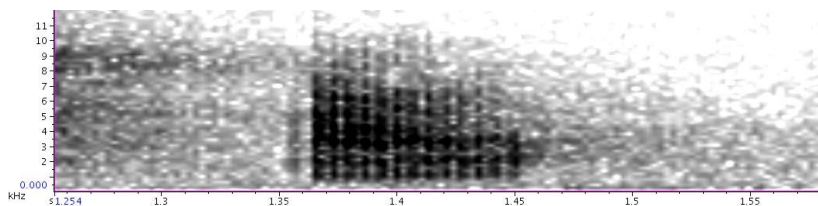


Figura 6. Espectrograma de nota rouca de *Masius chrysopterus*.

Nota simples (caráter 13)

Nota de curta duração e banda baixa (figura 7). Quando o caráter está no estado '0' esta nota é ausente, enquanto no estado '1' está presente.

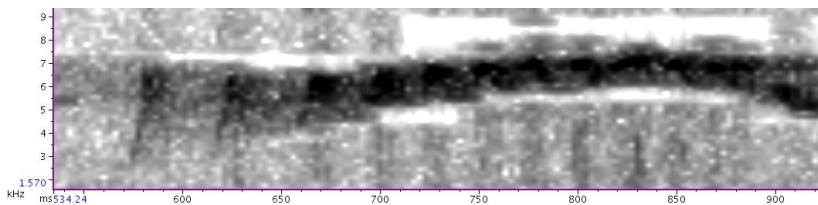


Figura 7. Espectrograma de notas simples de *Corapipo altera*.

Assobio curto ascendente (caráter 14)

Nota mais melodiosa e de aspecto linear no sonograma, característica dos assobios, com modulação ascendente e de curta duração, menor que 0,3s (figura 8). O estado '0' deste caráter é presente e o estado '1' ausente.

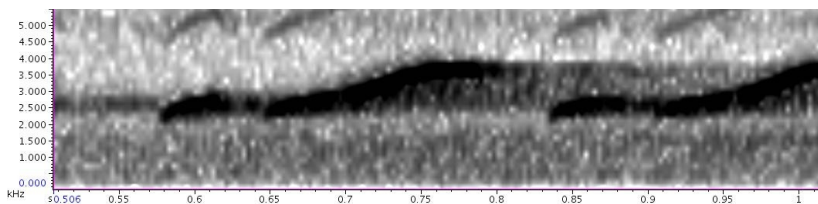


Figura 8. Espectrograma de assobio curto ascendente de *Antilophia galeata*

Assobio curto descendente (caráter 15)

Assobio com modulação descendente e duração curta, menor que 0,3s (figura 9). O estado '0' caracteriza a presença deste caráter enquanto o estado '1' é a ausência.

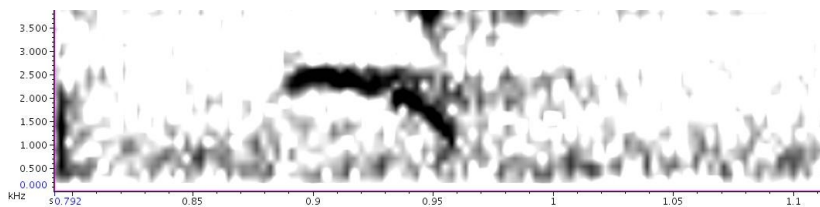


Figura 9. Espectrograma de assobio curto descendente de *Xenopipo atronitens*

Assobio curto ascendente/descendente (caráter 16)

Assobio com modulação ascendente/descendente e duração menor que 0,3s (figura 10). Quando ausente o estado do caráter é '0' e quando presente é '1'.

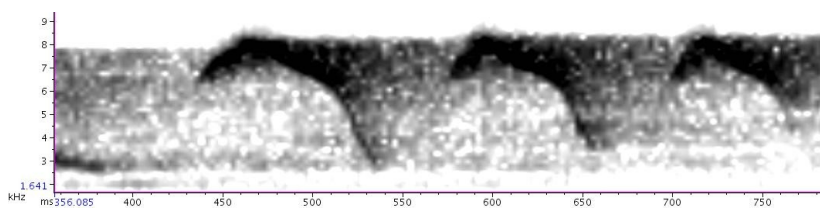


Figura 10. Espectrograma de assobio curto ascendente/descendente de *Corapipo gutturalis*.

Assobio longo (caráter 17)

Assobio de duração maior que 0,5s, podendo ter modulação tanto ascendente como descendente (figura 11). A ausência deste caráter é o estado '0' e a presença é o estado '1'.

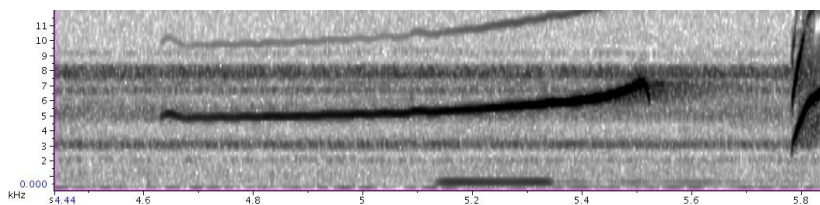


Figura 11. Espectrograma de assobio longo de *Heterocercus flavivertex*.

8.3. ANEXO C. MATRIZ DE CARACTERES.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40		
<i>Antilophia bokermanni</i>	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0		
<i>Antilophia galeata</i>	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	
<i>Ceratopipa rubrocapilla</i>	1	2	2	2	1	0	2	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	
<i>Chiroxipha caudata</i>	1	0	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	
<i>Chiroxipha lanceolata</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	
<i>Chiroxipha linearis</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Chiroxipha pareola</i>	1	0	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	1	1	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	
<i>Corapipo altera</i>	0	0	2	1	1	1	2	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Corapipo gutturalis</i>	0	2	1	1	1	1	1	3	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Corapipo leucorhoa</i>	0	2	1	1	1	1	2	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Dixiphia pipra</i>	1	1	2	2	2	-	2	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Heterocercus flavivertex</i>	0	2	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Illicura militaris</i>	0	1	1	0	1	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Lepidothrix serena</i>	1	0	0	0	0	1	-	3	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Machaeropterus regulus</i>	1	2	0	0	0	1	-	3	0	2	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Masius chrysoterpis</i>	0	0	1	1	1	1	2	2	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Pipra aureola</i>	1	0	0	0	0	1	-	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Pipra fasciata</i>	1	0	0	0	0	1	-	2	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Xenopipo atronitens</i>	0	0	0	2	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	

[illegible][illegible]